

中国花楸属植物的分布及研究现状

秦爱丽¹, 马凡强¹, 郑祥坤², 史作民^{1*}

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091; 2. 北京市八一学校附属玉泉中学, 北京 100091)

摘要: 花楸属植物冠形多态, 花色秀美, 果实缤纷, 四季叶色各异, 具有很高的园艺观赏价值。但因属下种间杂交、多倍化和无融合生殖的存在, 花楸属也是分类学上比较困难的一个类群。该研究拟通过细致整理和分析国家标本资源库和全球数字化植物标本数据库中花楸属植物标本信息, 绘制中国花楸属物种采集分布图, 了解中国花楸属野生种质资源的分布中心, 构建中国花楸属植物标本数据库, 为全国第一次林草种质资源的普查与收集提供参考; 在明晰花楸属植物资源分布位置和生境的基础上, 发现中国花楸属植物资源居世界之首且花楸属物种多分布在高海拔区域。尤其是中国西南部的山区, 分布有一半以上的中国花楸属物种, 且多种倍性在该区域并存, 杂交在该区域频繁发生, 这是否是造成该属植物物种多样性丰富的关键因素? 把高海拔分布的花楸属物种引种到低海拔区域, 能否适应低海拔夏季高温问题? 如何适应? 基于此就自己的专业领域进一步检索了花楸属植物在形态分类与系统发育、适应性进化和保护遗传学、植物资源利用等方面的研究现状, 梳理出花楸属植物目前研究尚未解决的问题, 并进一步指出未来研究需重点关注的方向。建议未来的研究重点关注以下问题: (1) 在坚实的系统发育框架基础上, 重点关注杂交物种形成问题。(2) 在对中国花楸属野生种质资源进行全面调查的基础上, 选择有较高园艺观赏价值的种类, 通过最新的分子生物学技术和方法, 研究其引种和驯化过程中面临的夏季高温难题, 为高海拔物种的引种和驯化提供理论依据。

关键词: 花楸属, 模式标本, 种质资源, 引种驯化, 开发利用

中图分类号: Q949

文献标识码: A

Distribution and current research status of *Sorbus* L. in China

QIN Aili¹, MA Fanqiang¹, ZHENG Xiangkun², SHI Zuomin^{1*}

(1. Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Nature Conservation, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Beijing Bayi School Affiliated Yuquan Middle School, Beijing 100091, China)

Abstract: With diverse crowns, beautiful flowers, colorful fruits, and leaves of different colors in the four seasons, plants of *Sorbus* have a very high ornamental significance in landscape. The genus is also one difficult taxa for taxonomic research arising from the combined effects of hybridization, polyploidy and apomixis. In this study, the specimens preserved in National Plant Specimen Resource Center and the database of Global Plants were retrieved and carefully sort out. Some key information such as herbaria, collectors, collecting sites, collection time and so on were analyzed concretely to draw the species distribution map, understand the distribution center of wild germplasm resources of *Sorbus* in China and construct the database of *Sorbus* in China, so as to provide references for the first general survey and collection of forest and grass germplasm

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目 (CAFYBB2018ZA003, CAFYBB2019ZE002) [Supported by Fundamental Research Funds of the Chinese Academy of Forestry (CAFYBB2018ZA003, CAFYBB2019ZE002)].

第一作者: 秦爱丽 (1981-), 博士, 助理研究员, 主要从事野生植物保护与利用研究, (E-mail) ailiqin521@163.com.

***通信作者:** 史作民, 博士, 研究员, 主要从事森林生态学研究, (E-mail) shizm@caf.ac.cn.

resources in China. On the basis of clarifying the distribution range and habitat of *Sorbus* plant resources, we found that the species of *Sorbus* in China are the most abundant in the world and *Sorbus* species are mostly distributed in high-altitude areas. Especially, more than half of Chinese *Sorbus* species are distributed in the mountainous area of southwestern China, and multiple ploidy coexists in this area, which creates unique conditions for hybridization. Is it the key factor of rich species diversity of this genus? With this, the research status of *Sorbus* plants were further summarized, the problems existing in the study of molecular system biology, conservation biology, phytochemistry and resource development and utilization were pointed out, and the key issues to be paid attention to in the future research of *Sorbus* were put forward. Suggestions for future research on *Sorbus* were as follows: (1) We should focus on the study of process of hybridization on the basis of a solid phylogenetic framework. (2) We should select the species with high ornamental value and study the molecular regulatory mechanisms of the response of *Sorbus* species to high-temperature stress in the summer in the low altitude areas, so as to provide a theoretical basis for the introduction and domestication of high-altitude species.

Key words: *Sorbus*, type specimen, germplasm resources, introduction and acclimatization, development and utilization

花楸属 (*Sorbus* L.), 隶属于蔷薇科 (Rosaceae) 苹果亚科 (Maloideae), 有广义和狭义之分。广义花楸属 (*Sorbus* L. *sensu lato*) 植物约有 260 种, 包括单叶和羽状复叶类群, 广泛分布在亚洲、欧洲和北美洲的温带地区 (Aldasoro et al., 1998; Huntley, 1993; Phipps et al., 1990; Yu & Lu, 1974)。狭义花楸属 (*Sorbus* L. *sensu stricto*) 仅包括羽状复叶类群 (Watson & Manandhar, 2012; Zika & Bailleul, 2015), 约有 88 种, 其中 1~2 种广布于欧洲, 7 种分布于北美, 其余的 60~70 种分布于亚洲 (Li et al., 2017)。据 Species 2000 记载, 中国约有广义花楸属植物 123 种, 是世界花楸属植物资源最丰富的国家, 其物种数居世界之首。中国西南山区及其周边区域是花楸属植物的多样性和分布中心 (Zika & Bailleul, 2015)。

花楸属植物冠形多态、枝叶秀美, 果实缤纷, 四季叶色各异, 在园林观赏和高山乡土绿化方面具重要价值 (李大明等, 2019)。此外, 有些种类是果树育种和砧木的重要原始材料, 有些种类的果实、种子等具有一定的药用、食用及医用价值。因而, 花楸属植物具备多方面的潜在开发和利用前景。但由于该类群植物性状变异大, 属内多倍化和杂交现象的存在, 该属的范围以及属下种的系统位置均存在争议; 属内濒危物种的保护生物学、化学和药用成分的分子机制等内容研究相对较少; 大多数野生种类仍远藏深山, 不为人知, 这在很大程度上制约着该类群的开发和利用。对于花楸属这样一个有巨大价值但研究困难的类群, 关于其馆藏标本的研究鲜见报道。馆藏标本是分类学研究的凭证, 记录着特定类群在时间和空间上的分布式样, 对其采集信息进行细致整理和分析, 有助于了解该类群的具体分布、研究历史、现状和不足。在对花楸属植物馆藏标本进行分析的基础上, 发现中国花楸属植物资源相当丰富, 西南山区分布有一半以上的中国花楸属物种, 不仅是现代花楸属植物的多样性中心, 也是目前该类群杂交种持续形成的关键地域。花楸属物种多种倍性在该区域并存, 杂交持续进行, 是否是造成该属丰富的物种多样性的原因? 分布在该区域中的三倍体物种, 是否具有自交不亲和的特性? 其花粉供体来自同域的哪些物种? 杂交的过程如何? 另外通过对馆藏标本的生境分析我们发现花楸属物种多分布在高海拔区域, 将其引种驯化到低海拔区域, 其能否适应和如何适应低海拔夏季高温问题?

基于此, 该文拟: (1) 通过细致整理和分析中国花楸属植物馆藏标本信息, 绘制中国花楸属物种采集分布图, 明晰中国花楸属植物资源分布状况, 建立中国花楸属植物标本数据库, 为全国第一次林草种质资源的普查与收集提供基础参考资料; (2) 在了解花楸属植物资源分布状况的基础上, 通过文献检索, 综述花楸属在形态分类与系统发育、适应性进化和保护遗

传学、植物资源利用等方面的研究现状，梳理出目前研究尚未解决的问题，指出未来研究需重点关注的方向。

1 材料与方法

1.1 中国花楸属植物馆藏标本现状分析和采集分布图的绘制

检索《中国植物志》、*Flora of China* (FOC) 和中国物种名录数据库 (Species 2000, <http://www.sp2000.org.cn/>) 中记载的花楸属植物物种，结合国际植物物种名录索引数据库 (International Plant Name Index, IPNI, <https://www.ipni.org/>) 和植物物种名录数据库 (The Plant List, <http://www.theplantlist.com/>)，初步考证后获得中国花楸属物种名录，并对国家植物标本资源库信息网 (www.cvh.ac.cn) 和全球数字化植物标本数据库 (<http://plants.jstor.org/>) 中中国花楸属植物馆藏标本进行逐一检索，获得每一份标本记录的详细信息，如：馆藏地 (标本馆)、馆藏号、采集人、采集地、采集时间、模式标本的模式类型等，通过 Excel 2010 和 Visio 2017，对获得的标本信息进行统计、分析和绘图，并对有详细经纬度记录的标本在 QGIS 作图，绘制中国花楸属植物标本采集分布图。

1.2 中国花楸属植物标本数据库的构建

在对中国花楸属植物标本 (模式和非模式) 检索和分析的基础上，构建中国花楸属植物标本数据库。数据库的构成要素包括学名、基名、经纬度、海拔、标本类型、馆藏地、采集时间、采集地点、采集人、生境等。

1.3 中国花楸属植物研究现状

通过在 Web of Science、中国知网、维普、万方等数据库输入花楸属 (*Sorbus*)、系统发育 (molecular phylogeny)、杂交 (hybridization)、多倍化 (polyploidy)、群体结构 (population structure) 和无融合生殖 (apomixis) 等关键词进行检索，筛选我们重点关注的形态分类与系统发育、适应性进化和保护遗传学、植物资源利用等方面的文献，并对研究现状进行总结和梳理，找出目前研究未解决的问题。

2 结果与分析

2.1 中国花楸属植物标本基本情况

初步统计表明，中国花楸属植物标本馆藏量为13 331份，经纬度信息完备的标本为3 281份，通过异名处理及剔除中国行政区分布以外的记录后，获得2 692条 (60种、7变种) 有效记录 [包括白毛花楸 (*Sorbus albopilosa*)、水榆花楸 (*S. alnifolia*)、黄山花楸 (*S. amabilis*)、锐齿花楸 (*S. arguta*)、毛背花楸 (*S. aronioides*)、多变花楸 (*S. astateria*)、美脉花楸 (*S. caloneura*)、广东美脉花楸 (*S. caloneura* var. *kwangtungensis*)、冠萼花楸 (*S. coronata*)、疣果花楸 (*S. corymbifera*)、白叶花楸 (*S. cuspidata*)、北京花楸 (*S. discolor*)、棕脉花楸 (*S. dunnii*)、附生花楸 (*S. epidendron*)、麻叶花楸 (*S. esserteauiana*)、锈色花楸 (*S. ferruginea*)、纤细花楸 (*S. filipes*)、石灰花楸 (*S. folgnieri*)、尼泊尔花楸 (*S. foliolosa*)、圆果花楸 (*S. globosa*)、球穗花楸 (*S. glomerulata*)、钝齿花楸 (*S. helenae*)、江南花楸 (*S. hemsleyi*)、湖北花楸 (*S. hupehensis*)、卷边花楸 (*S. insignis*)、毛序花楸 (*S. keissleri*)、陕甘花楸 (*S. koehneana*)、大花花楸 (*S. macrantha*)、大果花楸 (*S. megalocarpa*)、圆果大果花楸 (*S. megalocarpa* var. *cuneata*)、泡吹叶花楸 (*S. meliosmifolia*)、小叶花楸 (*S. microphylla*)、维西花楸 (*S. monbeigii*)、多对花楸 (*S. multijuga*)、宾川花楸 (*S. obsoletidentata*)、褐毛花楸 (*S. ochracea*)、少齿花楸 (*S. oligodonta*)、灰叶花楸 (*S. pallens*)、花楸树 (*S. pohuashanensis*)、侏儒花楸 (*S.*

poterifolia)、西康花楸 (*S. prattii*)、多对西康花楸 (*S. prattii* var. *aestivalis*)、蕨叶花楸 (*S. pteridophylla*)、灰毛蕨叶花楸 (*S. pteridophylla* var. *tephroclada*)、台湾花楸 (*S. randaiensis*)、铺地花楸 (*S. reducta*)、西南花楸 (*S. rehderiana*)、锈毛西南花楸 (*S. rehderiana* var. *cupreonitens*)、巨齿西南花楸 (*S. rehderiana* var. *grosseserrata*)、鼠李叶花楸 (*S. rhamnoides*)、菱叶花楸 (*S. rhombifolia*)、红毛花楸 (*S. rufopilosa*)、晚绣花楸 (*S. sargentiana*)、梯叶花楸 (*S. scalaris*)、四川花楸 (*S. setschwanensis*)、太白花楸 (*S. tapashana*)、康藏花楸 (*S. thibetica*)、滇缅花楸 (*S. thomsonii*)、天山花楸 (*S. tianschanica*)、秦岭花楸 (*S. tsinlingensis*)、川滇花楸 (*S. vilmorinii*)、华西花楸 (*S. wilsoniana*)、神农架花楸 (*S. yuana*)、长果花楸 (*S. zahlbruckneri*)、察隅花楸 (*S. zayuensis*)、齿叶石灰花楸 (*S. folgneri* var. *duplicatodentata*)、苍山花楸 (*S. pseudovilmorinii*)] (图1)。统计发现, 中国共有40家单位的标本馆(标本室)收藏有花楸属植物标本, 馆藏量最少1份(6家), 最多491份(中国科学院成都生物研究所植物标本馆)。国内馆藏量排名前10位的标本馆保存了89%的花楸属标本(表1)。对中国各省级行政区域花楸属植物标本的采集分析显示, 除宁夏回族自治区、上海市、香港和澳门特别行政区之外, 中国各省级行政区域均有花楸属标本的采集记录。标本采集数量排名前10的省份采集了88%的花楸属标本(图2)。采集数量最多的省份是四川, 采集了910份, 其次是湖北, 采集了346份。采集物种数最多的是云南(44种), 其次是四川和西藏, 分别采集到41种和23种(图2)。四川、云南和西藏三个省(区)共采集了58种(含4变种), 约占花楸属物种总数的50%, 由此可见花楸属物种的多样性中心在中国西南山区。

表 1 国内馆藏花楸属标本数量排名前 10 的标本馆

Table 1 The top 10 herbaria conserved specimens of the genus *Sorbus* in China

标本馆藏地 Herbarium	标本馆代码 Herbarium code	馆藏标本数量 Number of specimens
中国科学院成都生物研究所植物标本馆 Herbarium of Chengdu Institute of Biology, CAS	CDBI	491
中国科学院华南植物园标本馆 Herbarium of South China Botanical Garden, CAS	IBSC	447
中国科学院昆明植物研究所标本馆 Herbarium of Kunming Institute of Botany, CAS	KUN	316
中国科学院武汉植物园标本馆 Herbarium of Wuhan Botanical Garden, CAS	HIB	286
中国科学院广西植物研究所标本馆 Herbarium of Guangxi Institute of Botany, CAS	IBK	277
中国科学院西北高原生物研究所植物标本馆 Herbarium of Northwest Institute of Plateau Biology, CAS	HNWP	269
中国科学院植物研究所标本馆 Herbarium of Institute of Botany, CAS	PE	173
中国科学院庐山植物园标本馆 Herbarium of Lushan Botanical Garden, CAS	LBG	66
天津自然博物馆植物标本室 Herbarium of Tianjin Natural History Museum	TIE	45

注：CAS. 中国科学院。

Note: CAS. Chinese Academy of Science.

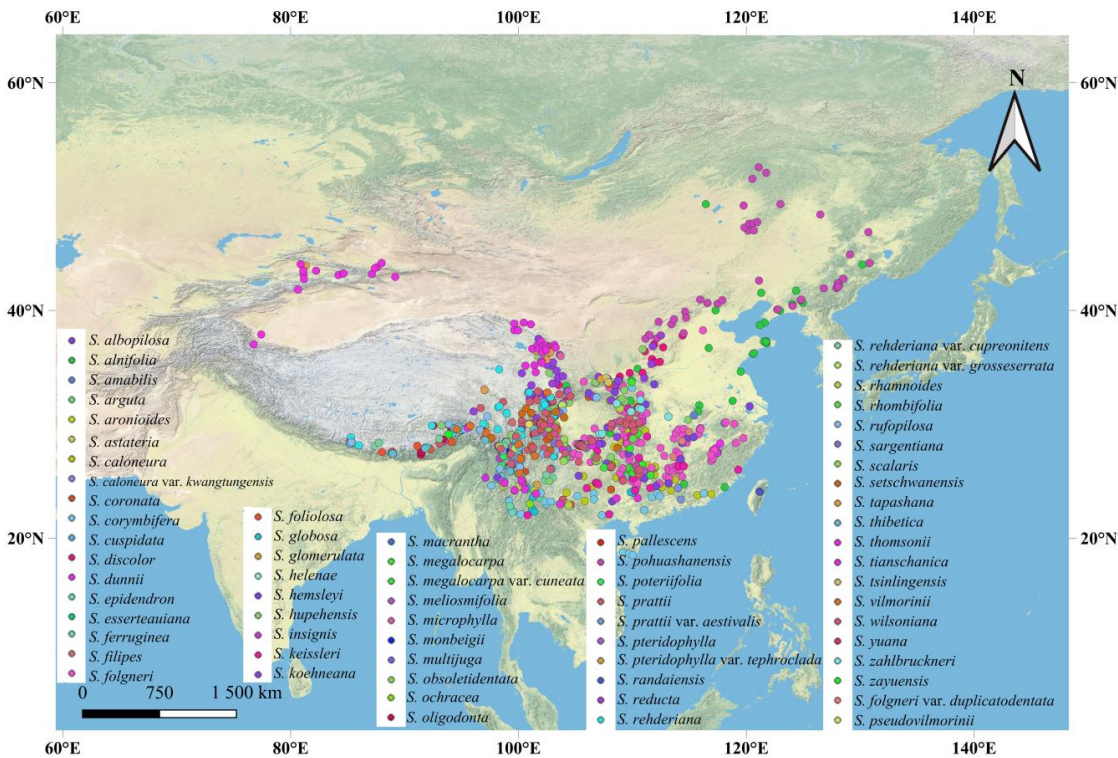
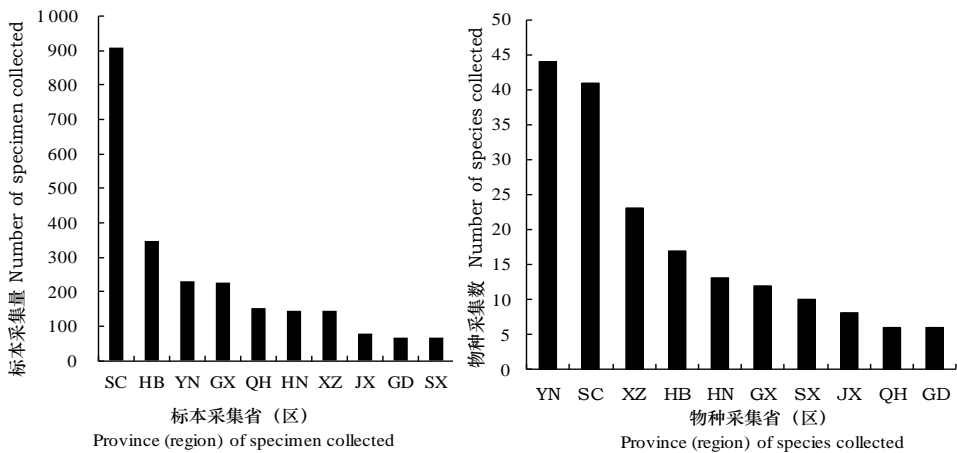


图1 中国花楸属植物标本采集分布图

Fig. 1 Distribution map of collection status of *Sorbus* plants in China



SC. 四川; HB. 湖北; YN. 云南; GX. 广西; QH. 青海; HN. 湖南; XZ. 西藏; JX. 江西; GD. 广东; SX. 陕西。下同。

SC. Sichuan; HB. Hubei; YN. Yunnan; GX. Guangxi; QH. Qinghai; HN. Hunan; XZ. Xizang; JX. Jiangxi; GD. Guangdong; SX. Shaanxi. The same below.

图2 标本采集量和物种采集数排名前十的省（区）

Fig. 2 Top 10 provinces (regions) in numbers of specimen and species collected

2.2 中国花楸属植物模式标本基本情况

123个花楸属物种中，38种（含3变种）未检索到模式标本，其余85种（含15变种）共检索到模式标本361份，得到5种模式标本类型（图3）。其中等模式标本（Isotype）数量最多，达111份（45种、7变种）；其次是合模式标本（Syntype）87份（21种、3变种），主模式标本（Holotype）42份（31种、8变种），副模式标本（Paratype）40份（12种、2变种）和后选模式标本（Lectotype）16份（10种、1变种）。另外有65份模式标本（31种、2变种）的类型未进行细分。

361 份模式标本收藏于全球 17 家标本馆中，其中仅有 81 份藏于国内的 4 家标本馆，仅占模式标本总数的 22%；其余的 280 份（78%）藏于国外 14 家标本馆（图 4）。馆藏量排名前三的标本馆分别是哈佛大学标本室（包括 A 和 GH，分别馆藏 82 份和 16 份）、中国科学院植物研究所标本馆（PE）（75 份）和英国爱丁堡皇家植物园标本馆（E）（73 份），三家标本馆的馆藏量约占总标本量的 66%，其他 15 家标本馆收藏了约 34%的标本。

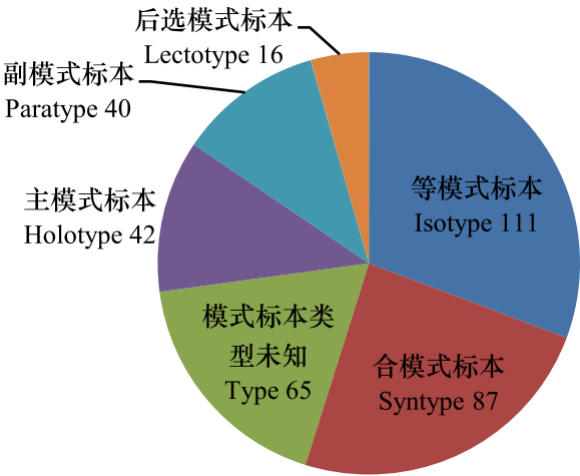
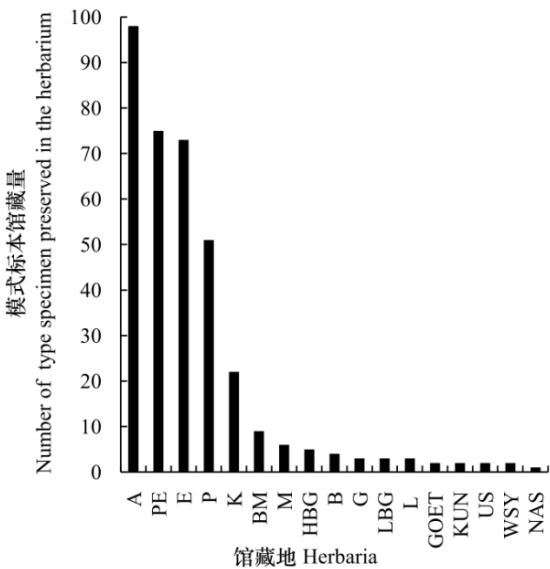


图 3 中国花楸属物种模式标本数量及类型

Fig. 3 Number and types of type specimens of *Sorbus* in China



A. 哈佛大学标本馆；PE. 中国科学院植物研究所标本馆；E. 爱丁堡皇家植物园；P. 法国国立自然史博物馆；K. 英国皇家植物园（邱园）；BM. 大英自然史博物馆；M. 德国巴伐利亚自然科学馆；HBG. 德国汉堡大学标本馆；B. 德国柏林植物园；G. 瑞士日内瓦植物标本馆；LBG. 中国庐山植物园；L. 荷兰国家生

物多样性研究所; **GOET.** 德国哥廷根大学标本馆; **KUN.** 中国科学院昆明植物研究所标本馆; **US.** 美国国家植物标本馆; **WSY.** 英国皇家园艺学会威斯利花园; **NAS.** 江苏省中国科学院植物研究所。

A. Harvard University, USA; **PE.** Institute of Botany, CAS, China; **E.** Royal Botanic Garden Edinburgh, UK; **P.** Muséum National d'Histoire Naturelle, France; **K.** Royal Botanic Gardens, Kew, UK; **BM.** The Natural History Museum, UK; **M.** Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayerns, Germany; **HBG.** University of Hamburg, Germany; **B.** Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin, Zentraleinrichtung der Freien Universität Berlin, Germany; **G.** Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Switzerland; **LBG.** Lushan Botanical Garden, China; **L.** Naturalis, Netherlands; **GOET.** Universität Göttingen, Germany; **KUN.** Kunming Institute of Botany, CAS, China; **US.** Smithsonian Institution, USA; **WSY.** Royal Horticultural Society Garden Wisley, UK; **NAS.** Institute of Botany, Jiangsu Province and CAS, China.

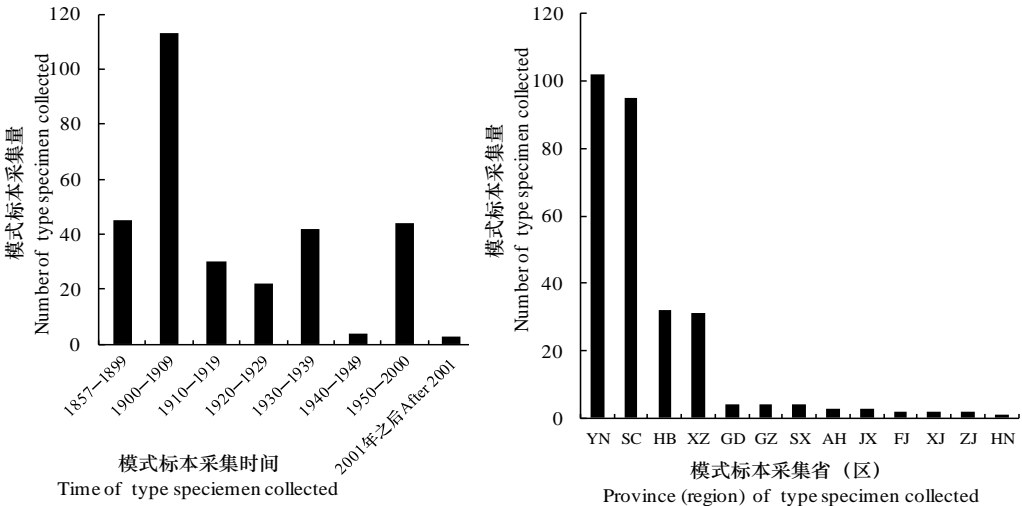
图 4 中国花楸属植物模式标本馆藏地及馆藏数量分析

Fig. 4 Analyses on the herbaria and collection of type specimens of *Sorbus* in China

361份模式标本中, 303份具备采集时间。对303份标本的采集年代分析显示(图5): 中国花楸属模式标本的最早采集时间是1857年, 该模式标本目前接受名为鼠李叶花楸(*S. rhamnoides*), 是 *S. sikkimensis* var. *oblongifolia*的合模式标本, 采自印度的锡金, 现保存在德国巴伐利亚自然科学馆。1900—1909这10年采集数量最多, 达到113份, 占总模式标本量的1/3, 其次是1930—1939年, 这10年采集了42份。

361份模式标本中, 358份具备详细的采集人信息, 以国外采集者为主, 采集量占81%, 国内采集者的采集量仅占19%。国内采集者中, 采集数量最多的是青藏队, 共采集3种、2变种的17份模式标本, 其次是俞德浚(T. T. Yu), 采集了花楸属3种、1变种的11份模式标本。

361份模式标本中, 356份具备采集产地信息。对采集产地的初步统计发现: 290份采自中国, 42份采自印度, 其余国家的采集数量均不超过5份。采自中国的290份模式标本中, 285份具备采集省份。对其采集省份具体分析显示(图5): 云南和四川的采集数量较多, 分别为102份(27种、5变种)和95份(21种、4变种), 其次是湖北和西藏, 分别有32份(10种)和31份(11种、1变种), 其余省(区)均低于10份。



GZ. 贵州; **AH.** 安徽; **FJ.** 福建; **XJ.** 新疆; **ZJ.** 浙江。

GZ. Guizhou; **AH.** Anhui; **FJ.** Fujian; **XJ.** Xinjiang; **ZJ.** Zhejiang.

图 5 中国花楸属模式标本的采集时间和采集省(区)分析

Fig. 5 Analyses on collection time and provinces (regions) of type specimens of *Sorbus* in China

2.3 中国花楸属植物标本数据库的构建及标本信息分析

构建中国花楸属植物标本数据库(包括2692份非模式和361份模式标本), 数据要素包

括学名、基名、经纬度、海拔、采集年份和馆藏地等信息。对具备采集年份和月份的花楸属植物标本进行统计和整理，共得到2 412份（73种、15变种）标本（图6）：采集量最丰富的时间段是1950—1989年，采集了1 540份，占数据库标本量的一半；其次是2010年之后，采集了262份。对标本采集月份的分析显示，1—12月均有采集， 6—9月采集量最丰富，达到1 060份（图6）。对中国花楸属植物生境的分析显示：生境类型复杂多样，主要有冷杉、云杉、白桦、栎属物种等组成的针阔混交林的林下和林缘、高山杜鹃、高山柳灌丛和以蒙古栎、山毛榉为主的温带落叶阔叶林林下和以山茶科为主的常绿阔叶林林下等。根据中国科学院地理研究所（1959）对中国地貌的划分，以1 000 m、3 500 m 和5 000 m 为低山、中山、高山和极高山的分界，数据库中具备海拔信息的有2 107份标本（73种、12变种）。花楸属植物从低山到高山均有分布，海拔跨度大。其中石灰花楸的跨度最大，位于海拔分布的上下线，分别是5 000 m 和104 m。标本数量超过10份的种有46个（含2变种，表2），共2 002份标本。46种花楸属植物在低、中、高海拔均有分布的有6种，分别为石灰花楸、陕甘花楸、美脉花楸、湖北花楸、水榆花楸和江南花楸；高海拔（>3 500 m）分布的有19种（含1变种）；其余21种（含1变种）为中（1 000~3 500 m）、低海拔（<1 000 m）分布的物种。

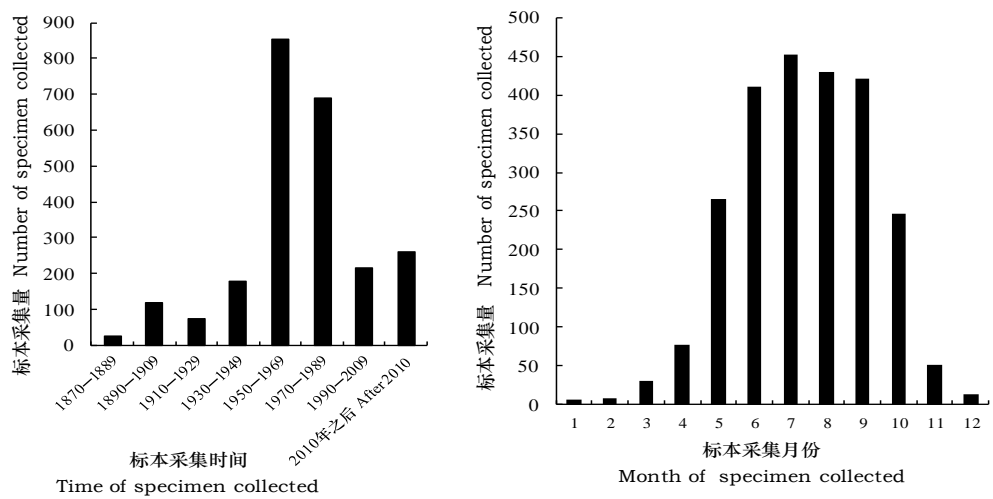


图 6 中国花楸属植物标本采集年份和月份分析

Fig. 6 Analyses on collection year and month of specimens of *Sorbus* in China

表 2 中国花楸属植物（标本数量超过 10 份的物种）的海拔分布频率

Table 2 Altitude distribution frequency of *Sorbus* plants (more than 10 specimens) in China

物种名 Species name	标本数 Number of specimens	海拔区段 Altitude range (m)									
		0 (%)	500 (%)	1 000 (%)	1 500 (%)	2 000 (%)	2 500 (%)	3 000 (%)	3 500 (%)	4 000 (%)	4 500 (%)
石灰花楸 <i>S. folgneri</i>	207	9	25	43	17	3	—	1	—	1	1
陕甘花楸 <i>S. koehneana</i>	189	1	1	—	5	26	29	20	16	2	—
美脉花楸 <i>S. caloneura</i>	172	6	16	52	15	9	—	1	1	—	—
湖北花楸 <i>S. hupehensis</i>	121	—	1	4	21	23	25	15	10	1	—
水榆花楸 <i>S. alnifolia</i>	85	21	25	18	24	10	1	—	1	—	—
江南花楸 <i>S. hemsleyi</i>	82	1	17	10	43	16	9	2	2	—	—
西南花楸 <i>S. rehderiana</i>	109	—	—	—	—	—	6	26	49	16	3
西康花楸 <i>S. prattii</i>	95	—	—	—	—	6	26	31	22	14	1

华西花楸 <i>S. wilsoniana</i>	72	—	—	22	42	15	7	9	3	1	1
红毛花楸 <i>S. rufopilosa</i>	66	—	—	—	2	9	24	39	18	6	2
四川花楸 <i>S. setschwanensis</i>	51	—	—	—	6	24	29	27	12	—	2
天山花楸 <i>S. tianschanica</i>	50	—	—	—	18	26	32	22	2	—	—
冠萼花楸 <i>S. coronata</i>	37	—	—	3	16	14	35	24	8	—	—
康藏花楸 <i>S. thibetica</i>	26	—	—	—	4	—	19	69	8	—	—
少齿花楸 <i>S. oligodonta</i>	22	—	—	—	—	9	27	37	9	18	—
多对花楸 <i>S. multijuga</i>	19	—	—	—	—	32	37	16	10	—	5
尼泊尔花楸 <i>S. foliolosa</i>	18	—	—	—	—	11	28	17	38	6	0
太白花楸 <i>S. tapashana</i>	17	—	—	—	18	35	35	6	6	—	—
梯叶花楸 <i>S. scalaris</i>	17	—	—	18	47	17	6	6	6	—	—
灰叶花楸 <i>S. pallescens</i>	16	—	—	—	—	—	25	56	19	—	—
锈毛西南花楸 <i>S. rehderiana</i> var. <i>cupreonitens</i>	16	—	—	—	—	—	—	6	75	19	—
球穗花楸 <i>S. glomerulata</i>	15	—	—	—	13	40	7	20	20	—	—
川滇花楸 <i>S. vilmorinii</i>	14	—	—	—	—	—	21	58	21	—	—
白毛花楸 <i>S. albopilosa</i>	12	—	—	—	—	9	—	33	58	—	—
卷边花楸 <i>S. insignis</i>	11	—	—	—	—	—	73	18	9	—	—
毛序花楸 <i>S. keissleri</i>	61	5	9	31	41	11	3	—	—	—	—
花楸树 <i>S. pohuashanensis</i>	60	8	27	18	33	12	2	—	—	—	—
疣果花楸 <i>S. corymbifera</i>	47	3	15	36	40	6	—	—	—	—	—
麻叶花楸 <i>S. esserteauiana</i>	31	—	—	10	45	42	—	3	—	—	—
大果花楸 <i>S. megalocarpa</i>	30	—	17	33	30	13	7	—	—	—	—
泡吹叶花楸 <i>S. meliosmifolia</i>	25	—	—	12	32	52	4	—	—	—	—
滇缅花楸 <i>S. thomsonii</i>	23	—	—	39	13	35	13	—	—	—	—
褐毛花楸 <i>S. ochracea</i>	20	—	—	5	55	30	10	—	—	—	—
北京花楸 <i>S. discolor</i>	19	—	—	32	32	36	—	—	—	—	—
鼠李叶花楸 <i>S. rhamnoides</i>	16	—	—	19	62	19	—	—	—	—	—
晚绣花楸 <i>S. sargentiana</i>	16	—	—	44	19	31	6	—	—	—	—
多对西康花楸 <i>S. prattii</i> var. <i>aestivalis</i>	14	—	—	—	14	36	43	7	—	—	—
锐齿花楸 <i>S. arguta</i>	13	—	15	47	15	15	8	—	—	—	—
圆果花楸 <i>S. globosa</i>	13	—	—	8	31	61	—	—	—	—	—
长果花楸 <i>S. zahlbruckneri</i>	12	8	—	25	50	17	—	—	—	—	—
白叶花楸 <i>S. cuspidata</i>	11	—	—	—	46	—	27	27	—	—	—
黄山花楸 <i>S. amabilis</i>	11	—	—	18	64	18	—	—	—	—	—
神农架花楸 <i>S. yuana</i>	11	—	—	—	27	73	—	—	—	—	—
钝齿花楸 <i>S. helenae</i>	10	—	—	—	—	—	60	40	—	—	—
附生花楸 <i>S. epidendron</i>	10	—	—	—	20	10	40	30	—	—	—
棕脉花楸 <i>S. dunnii</i>	10	—	10	70	20	—	—	—	—	—	—

注：—表示没有分布。
Note: — indicates no distribution.

3 中国花楸属植物的研究进展

通过对中国花楸属植物标本采集信息的细致分析我们获得了该类群的研究历史,也了解到花楸属植物资源在国内的具体分布状况,知晓中国是花楸属植物资源最为丰富的国家,且花楸属植物多分布在高海拔区域,那么中国花楸属植物各方面的研究现状如何?基于此,我们综述了花楸属植物在形态分类与系统发育、适应性进化和保护遗传学、化学成分和药用价值及植物资源利用等领域的研究现状。

3.1 花楸属植物的形态分类和系统发育生物学研究

自1753年瑞典植物学家 Linnaeus建立花楸属 (*Sorbus* L.) 以来,由于该属内广泛存在的杂交和多倍化现象,对该属的范围界定 (Lindley, 1822) 有广义花楸属和狭义花楸属的概念。关于属下类群的划分及物种间的进化关系通过形态学性状和分子生物学的手段都未能较好解决 (Campbell et al., 1997)。杨利欢等 (2019) 通过对13种花楸属植物花粉形态特征的研究显示:花楸属植物的花粉形态特征可作为物种间分类的依据。郗连连等 (2020) 通过对3种花楸属植物叶气孔特征的分析表明:叶气孔特征在种间变化显著,可为物种鉴定提供参照。陈丹 (2014) 和彭海英 (2016) 通过对部分花楸属植物的核型分析显示:二倍体花楸属植物的染色体数目为34。熊中人 (2019) 通过对花楸属复叶组植物叶特征的分析显示:间二级脉类型和三级脉类型等叶脉序特征是鉴定和区分复叶组植物的主要性状。田昌芬等 (2022) 通过对中国花楸属单叶类群叶脉序特征的研究表明,叶脉序特征不能成为组间分类的依据,但可作为部分单叶花楸的分类依据。以上研究提供的形态学性状对花楸属物种的鉴定具有重要的分类学意义,为从分子水平研究花楸属植物的系统发育提供参考。分子水平上对花楸属系统发育关系的探讨,目前仅有几例。Lo & Donoghue (2012) 对花楸属植物进行了简单的框架分析,指出花楸属植物分为两大支,但未对支下物种间关系进行探讨。Wang & Zhang (2011) 通过选取核基因的ITS序列对花楸属6个亚属、46种的系统进化分析表明花楸属为自然的单系类群。Li等 (2017) 通过选取4个核基因分子标记和1个叶绿体分子标记对狭义花楸属54个种 (代表了传统意义上对花楸属所有组、系和亚属的划分) 的分子系统生物学开展了研究,支持传统的分类学上根据果实性状分为两大亚属 (*Sorbus* 和 *Albo-carmesinae*) 的观点,其研究表明狭义花楸属物种在分子系统发育树上呈五大分支,该五大分支与传统形态学上对组或者系的划分并不一致。

综上,虽然相关学者尝试从形态学、细胞学、解剖学和分子生物学等多方面寻求证据尝试解决该属的系统分类问题,取得了一定进展,亦产生了众多新的分类证据,但对该属的范围界定、属下大多数种的系统位置尚存在争议。花楸属植物的系统发育研究需进一步选取有足够代表性的物种,代表不同分类系统上不同的分支、不同的组、不同的亚属;并且一个种选择不同地域的多个个体,通过转录组数据筛选出大量的单拷贝核基因,建立核基因树,提取细胞质基因建立细胞质基因树。通过核基因树和细胞质基因树相结合的分析方法,构建花楸属坚实的系统发育框架,解决该属的范围和属下多个种的系统位置问题。

3.2 花楸属植物的保护遗传学研究

我国不仅花楸属物种多样性高,且特有性也高,仅 *Flora of China* 记载的特有种就有43种。受环境变化与人类活动的干扰,花楸属濒危物种也有多个,如黄山花楸、多变花楸、宾川花楸、秦岭花楸和神农架花楸等,濒危物种的保护研究尤为重要。目前仅对花楸属个别物种开展过保护遗传学研究。例如:邱靖 (2019) 利用SSR和叶绿体分子标记对水榆花楸18个群体的遗传多样性、遗传结构和遗传分化进行过研究,表明水榆花楸具有较高的遗传多样性,群体间基因交流相对频繁,遗传分化主要发生在群体之间,但分化并不强烈,推测物种本身的分布广、生态适应性强、花粉和种子传播方式多样是造成水榆花楸遗传多样性较高的原因,而群体间地理隔离、海拔相差、花果期不一致等环境异质性问题是造成群体间遗传分化的原因;郑健 (2008) 曾对分布在山东、山西、河北和辽宁4个省8个花楸树的群体遗传结构进行过研究,表明花楸树的遗传多样性高于同属其他物种,且花楸树群体间遗传分化程度较小,

提出与花楸树的繁育系统、分布范围广及生态习性等因素有关,但同时也对花楸树目前岛屿状的分布、且群体间空间距离较远、有大山阻隔易形成遗传漂变进而其遗传多样性逐渐降低等问题较为担忧;刘登义等(2003)利用RAPD技术对黄山花楸自然分布区内的13个种群进行了遗传多样性研究,表明:黄山花楸自然种群的遗传多样性较低,对环境的适应能力较差,遗传变异与地理分布相关。推测造成黄山花楸遗传多样性较低和物种濒危的因素除了与物种自身特殊的进化历史有关外,还与人为砍伐、自然灾害和小种群的遗传漂变有关。

综上,研究涉及的物种数较少,取样的代表性不够,研究的方法也需要更新。今后的研究应通过群体遗传学的方法,利用变异位点较多的多个单拷贝核基因和细胞质基因片段作为分子标记,分析现有花楸属濒危物种的遗传多样性、群体遗传结构、种群的动态历史等,并结合物种的实际分布数据和现有的自然保护地数据,通过适宜分布区和Marxan分析,识别物种的优先保护区域和保护空缺区域,为濒危物种的保护提供精准的依据。

3.3 花楸属植物化学成分和药用价值的研究

花楸属植物体内富含黄酮类、酚类以及生氰苷类物质(Turumtay et al., 2017),具有抗癌(Yu et al., 2017; Park et al., 2017)、改善血糖(Bailie et al., 2016)、消炎抑菌(Mateczak et al., 2018)和抗氧化(Mikulic-Petkovsek et al., 2017; 王铨博等, 2019)等重要作用。目前,国外已对10多种花楸属植物开展了化学成分和药用价值研究,如北欧花楸(*S. aucuparia*)(Gaivelyte et al., 2014)、朝鲜花楸(*S. commixta*)(Yu et al., 2011)等;国内对于花楸属化学和药用成分的研究集中在天山花楸、花楸树、北京花楸、陕甘花楸、水榆花楸和毛序花楸等少数物种(白洁等, 2009; 马迪等, 2015; 李秀信等, 2017; 王铨博等, 2019; 徐嫚嫚等, 2020),属内其他种的研究报道相对较少。目前的研究结果表明物种间和同一物种不同部位的化学和药用成分的含量均存在差异(徐嫚嫚等, 2020),因此建议今后扩大对属内其它物种化学和药理成分的研究,在此基础上研发新药。另外目前的研究主要集中在化学和药用成分的解析上,对化学和药用成分的形成和作用机制在分子水平上的研究鲜有报道(刘亚辉等, 2019),除仅对少数几个基因片段有研究(Wang & Zhang, 2011; Li et al., 2017),其他转录组、基因组学上的研究尚未进行。

3.4 花楸属植物资源的开发与利用研究

国内对具备观赏和园林绿化价值的花楸属种类进行开发和研究的并不多,目前仅对花楸树、水榆花楸、黄山花楸和天山花楸等物种开展过研究,但都未被广泛应用在园林绿化上。面临的主要难题是花楸属物种多分布在高海拔山地,引种到低海拔地区,需解决夏季高温胁迫的问题(Pei et al., 2021)。高温是限制高海拔物种向低海拔引种驯化的一个关键因子,其可抑制种子的萌发、减少植物的生长和生殖、灼伤叶片等(Zhao et al., 2021; Pei et al., 2021)。为解决这个难题,国内学者通过转录组和基因组数据揭示出花楸树应对高温的分子调控网络,寻找与高温胁迫有关的基因,为高山树种的引种成功提供了理论依据(Pei et al., 2021)。据初步考察,我国西南山地具备开发和观赏价值的种类颇多,四川和西藏均有10多种,如何把这些物种成功引种到低海拔地区,实现其在城市绿化和园林绿化配置等方面的价值(李大明等, 2019),成为制约花楸属资源开发利用研究的关键。我们应在对花楸树高温分子调控网络基因研究的基础上(Pei et al., 2021),进一步深入探索,并通过传统育种和分子育种相结合的方法,最终把这些物种成功引种到园林,发挥出其价值。

4 总结与展望

综上,花楸属是分类学上比较困难的一个类群,杂交、多倍化、无融合生殖现象普遍存在(Đurković et al., 2011)。频繁的种间杂交和多倍化是该属持续进化和物种形成的驱动因素(Robertson et al., 2010),也是造成物种分类困难的因素。基于对花楸属植物馆藏标本分析和文献综述,我们建议重点加强以下研究工作。

4.1 加强植物标本采集规范的制定、加快模式标本数字化进程

建议相关部门制定野外植物标本采集规范,供后续标本采集者采集时遵照执行,使标本真正成为合格和“有效”的标本,能供科学研究所用。花楸属“有效”标本数量较少,仅占标本总量的24%,该现象在其它类群中也普遍存在。目前国内没有统一的植物标本采集规范,不利于标本的采集。

呼吁加快国内中、小型标本馆数字化进程,并加派科研人员前往国外植物模式标本储量丰富的国家进行搜集、整理、记录和摄像,加快我国植物模式标本数字化的进程。模式标本对科学研究极其重要(沈晓琳等, 2010; 杨永, 2012; 林祁等, 2017)。但由于我国植物分类学研究起步较晚, 81%的中国花楸属物种的模式标本仅有22%馆藏于国内标本馆, 其它类群也存在这种现象, 因而在全球模式标本数字化的今天, 应加快模式标本数字化的进程。

4.2 开展中国花楸属野生植物资源的调查

国内大部分省份尚未对花楸属植物资源进行过系统调查。目前仅甘肃省(姚德生和姚庆, 2015)、青海省(孙康迪和孙海群, 2015)、四川省(李大明等, 2019)和西藏自治区(潘刚等, 2007)等省(区)开展过部分调查, 调查的面和力度远远不够, 调查的内容较少, 缺乏物种的分布信息、生境特点、种群和群落特征等, 这对花楸属植物资源的引种和利用极为不利。我们应对花楸属植物资源进行全面调查, 先调查花楸属植物多样性和特有性中心(西藏东部、云南西北部和四川西南部区域), 该区域分布有50%的中国花楸属物种。其次调查湖北、湖南、广西和陕西, 最后调查其他省份。调查时建立统一的调查规范, 摸清中国花楸属野生植物资源的分布范围、分布特征、生境条件、自然更新方式、性状的表型多样性以及自然变异规律等。

4.3 重点开展花楸属杂交物种形成和资源开发利用研究

持续存在的、频繁的种间杂交(Ludwig et al., 2013; Uhrinov á et al., 2017)和多倍化是花楸属物种多样性较高的原因。越来越多的新种被证实是由于物种间杂交形成的(Robertson et al., 2004, 2010; Uhrinov á et al., 2017), 杂交类群的产生是理解植物进化的关键(Robertson et al., 2004)。杂交的过程往往都比较复杂, 有些物种经父母本杂交形成后还会与亲本反复回交又形成新的杂交种(Robertson et al., 2004)。杂交的次数、方向、杂交种的父母本、杂交的环境条件等问题都值得深入研究。由于花楸属物种间倍性复杂, 不同倍性的物种繁育系统不同, 交配关系也相对复杂, 如二倍体物种是异交, 自交不亲和; 三倍体物种无融合生殖, 自交不亲和; 四倍体物种无融合生殖、自交亲和(Ludwig et al., 2013)。尤其是三倍体, 其自交不亲和的特性需要其他物种做为花粉供体, 这也为新的杂交种的产生创造了良好条件, 也成为研究自交不亲和的良好试材(Ludwig et al., 2013)。中国西南山区是开展此类研究最为适合的地域, 并存于该地域的倍性复杂的花楸属物种持续不断的杂交是造成该属物种多样性丰富的原因。持续的杂交和三倍体的存在造成了杂交过程的复杂, 需深入研究。

制约花楸属植物资源开发利用的关键是花楸属物种一般都分布在高海拔区域。从高海拔区域引种驯化到低海拔区域, 面临如何应对夏季高温的问题。高温制约着植物生殖、生长和种子萌发。近年来, 国内已有团队开始探索高海拔物种引种后如何适应夏季高温(Ding et al., 2003; Li et al., 2018)的问题。Pei等(2021)通过RNA测序技术研究花楸树适应夏季高温的分子调控网络, 寻找与高温胁迫相关的基因, 为花楸树和花楸属其他物种的引种栽培提供参考。随着分子生物学技术的快速发展, 新的技术和方法都为解决这个难题提供了良好的契机, 应加强该方面的研究, 从分子水平上解决高海拔物种引种到低海拔区域后对夏季高温的响应和适应机制。

参考文献:

ALDASORO JJ, AEDO C, NAVARRO C, et al., 1998. The genus *Sorbus* (Maloideae, Rosaceae)

- in Europe and in North Africa: morphological analysis and systematics [J]. Syst Bot, 23(2): 189–212.
- BAI J, WANG YM, ZHAO Q, et al., 2009. Study on chemical constituents of whole *Sorbus tianschanica* L. [J]. Food Sci, 30(3): 71-73. [白洁, 王艳梅, 赵强, 等, 2009. 天山花楸全株抑菌作用的比较[J]. 食品科学, 30 (3): 71-73.]
- BAILIE A, RENAUT S, UBLIJO E, et al., 2016. Phylogeographic and genetic variation in *Sorbus*, a traditional antidiabetic medicine—adaptation in action in both a plant and a discipline [J]. Peer J, 4(6): e2645.
- CAMPBELL CS, WOJCIECHOWSKI MF, BALDWIN BG, et al., 1997. Persistent nuclear ribosomal DNA sequence polymorphism in the *Amelanchier agamic* complex (Rosaceae) [J]. Mol Biol Evol, 14(1): 81–90.
- CHEN D, 2014. The karyotype and seed morphological research of seven species of *Sorbus* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. [陈丹, 2014.7 种花楸属植物核型和种子形态学研究 [D]. 南京: 南京林业大学.]
- ĐURKOVIČ J, KARDOŠOVÁ M, KAČÍK F, et al., 2011. Wood traits in parental and hybrid species of *Sorbus* [J]. Botany, 89: 559–572.
- DING W, CHEN Z, CHEN J, et al., 2003. Studies on cultivating technology of *Trollius chinensis* in Beijing plain area [J]. Chin Traditional Herbal Drugs 34: s1–s4.
- GAIVELYTE K, JAKSTAS V, RAZUKAS A, et al., 2014. Variation of quantitative composition of phenolic compounds in rowan (*Sorbus aucuparia* L.) leaves during the growth season [J]. Nat Prod Res, 28(13): 1018-1020.
- HUNTLEY B, 1993. Species-richness in north-temperate zone forests [J]. J Biogeogr, 20(2): 163–180.
- INSTITUTE OF GEOGRAPHY, CHINESE ACADEMY OF SCIENCES, 1959. Geomorphological compartmentalization of China (the first draft) [M]. Beijing: Science Press: 24-29. [中国科学院地理研究所, 1959. 中国地貌区划 (初稿) [M]. 北京: 科学出版社: 24-29.]
- LI DM, XU ZJR, MA WB, et al., 2019. A preliminary report on wild germplasm resources and application suggestions of *Sorbus* in Sichuan [J]. J Sichuan For Sci Technol, 40(1): 48–51. [李大明, 徐峥静茹, 马文宝, 等, 2019. 四川花楸属野生种质资源的分布状况及应用分析 [J]. 四川林业科技, 40 (1): 48–51.]
- LI M, TETSUO OT, GAO YD, et al., 2017. Molecular phylogenetics and historical biogeography of *Sorbus sensu stricto* (Rosaceae) [J]. Mol Phylogenet Evol, 111: 76–86.
- LI X, JI LL, HUA ZR, 2018. Exogenous abscisic acid on heat resistance of *Rhododendron lapponicum* in Qinling Mountain [J]. Guizhou Agric Sci, 46: 33–36.
- LI XX, WEN PY, JI WL, et al., 2017. Optimization of ultrasonic-assisted aqueous two-phase extraction technology of total flavonoids from *Sorbus alnifolia* leaves [J]. J NW For Univ, 32(5): 252–256. [李秀信, 文沛瑶, 吉文丽, 等, 2017. 超声波协同双水相体系提取水榆花楸叶总黄酮工艺[J]. 西北林学院学报, 32 (5): 252–256.]
- LIN Q, YANG ZR, BAO BJ, et al., 2017. The database of type specimens in vascular plant at China National Herbarium (PE) [J]. e-Sci Technol Appl, 8(4): 63–76. [林祁, 杨志荣, 包伯坚, 等, 2017. 植物模式标本的考证与数字化: 以中国国家植物标本馆为例[J]. 科研信息化技术与应用, 8 (4): 63–76.]
- LINDLEY J, 1822. Observations on the natural group of plants called Pomaceae [J]. Trans Linn

- Soc London, 13(1): 88–106.
- LIU DY, SHEN H, YANG YH, et al., 2003. Genetic diversity of rare and endangered plant *Sorbus amabilis* [J]. Chin J Appl Ecol, 14(12): 2141–2144. [刘登义, 沈浩, 杨月红, 等, 2003. 黄山花楸种群遗传多样性研究[J]. 应用生态学报, 14 (12): 2141–2144.]
- LIU YH, LI JX, ZHOU LY, et al., 2019. Research advances in *Sorbus* plants [J]. Chin J Exp Tradit Med Form, 25(11): 195–205. [刘亚辉, 李佳兴, 周良云, 等, 2019. 花楸属植物的研究进展[J]. 中国实验方剂学杂志, 25 (11): 195–205.]
- LO EYY, DONOGHUE MJ, 2012. Expanded phylogenetic and dating analyses of the apples and their relatives (Pyraeae, Rosaceae) [J]. Mol Phylogenet Evol, 63(2): 230–243.
- LUDWIG S, ROBERTSON A, RICH TCG, et al., 2013. Breeding systems, hybridization and continuing evolution in Avon Gorge *Sorbus* [J]. Ann Bot-London, doi:10.1093/aob/mct013.
- MA D, XIANG Y, WANG D, et al., 2015. Pharmacodynamic comparison between ethanol extracts from *Sorbus tianshanica* Rupr. fruits, stems and leaves [J]. NW Pharm J, 30 (1): 43–47. [马迪, 向阳, 王丹, 等, 2015. 天山花楸果实和枝叶提取物的药效比较研究[J]. 西北药学杂志, 30 (1): 43–47.]
- MATCZAK M, MARCHELAK A, MICHEL P, et al., 2018. *Sorbus domestica* L. leaf extracts as functional products: phytochemical profiling, cellular safety, pro-inflammatory enzymes inhibition and protective effects against oxidative stress in vitro [J]. J Funct Foods, 40: 207–218.
- MIKULIC-PETKOVSEK M, KRŠKA B, KIPROVSKI B, et al., 2017. Bioactive components and antioxidant capacity of fruits from nine *Sorbus* genotypes [J]. J Food Sci, 82(3): 647–658.
- PAN G, LUO DQ, BIAN BDJ, 2007. Resources and development prospect of *Sorbus* in Tibet [J]. Pract For Technol, 9: 31–32. [潘刚, 罗大庆, 边巴多吉, 2007. 西藏的花楸属植物资源及开发前景 [J]. 林业实用技术, (9): 31–32.]
- PARK H, CHUNG TW, 2017. Effect of *Sorbus commixta* on the invasion and migration of human hepatocellular carcinoma Hep3B cells [J]. Int J Mol Med, 40(2): 483–490.
- PEI X, YAN ZHANG Y, ZHU LY, et al., 2021. Physiological and transcriptomic analyses characterized high temperature stress response mechanisms in *Sorbus pohuashanensis* [J]. Sci Rep, 11: 10117.
- PENG HY, 2016. Morphological and cytological research on species in *Sorbus* L. [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. [彭海英, 2016. 花楸属部分植物形态与核型研究[D]. 南京: 南京林业大学.]
- PHIPPS JB, ROBERTSON KR, SMITH PG, et al., 1990. A checklist of the subfamily Maloideae (Rosaceae) [J]. Can J Bot, 68: 2209–2269.
- QIU J, 2019. The Population variation and phylogeography of *Sorbus alnifolia* (Sieb. et Zucc.) K. Koch. [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. [邱靖, 2019. 水榆花楸种群变异与谱系地理研究[D]. 南京: 南京林业大学.]
- ROBERTSON A, NEWTON AC, ENNOS RA, 2004. Multiple hybrid origins, genetic diversity and population genetic structure of two endemic *Sorbus* taxa on the Isle of Arran, Scotland [J]. Mol Ecol, 13, 123–134.
- ROBERTSON A, RICH TCG, ALLEN LM, et al., 2010. Hybridization and polyploidy as drivers of continuing evolution and speciation in *Sorbus* [J]. Mol Ecol, 19: 1675–1690.
- SHEN XL, ZHAO ZG, LIU Y, 2010. Information sharing and integration of plant specimens—a case in IBK [J]. Guihaia, 30(6): 899–902. [沈晓琳, 赵志国, 刘演, 2010. 植物标本信息共

- 享与整合—以广西植物标本馆为例[J]. 广西植物, 30 (6): 899–902.]
- SUN KD, SUN HQ, 2015. Wild plant resources of Rosaceae and their landscape application evaluation in Qinghai Province [J]. N Horticult, 18: 92–95. [孙康迪, 孙海群, 2015. 青海省蔷薇科野生植物资源及园林应用评价[J]. 北方园艺, 18: 92–95.]
- TIAN CF, LI M, HUANG YJ, et al., 2022. Leaf venation characteristics of simple-leaved taxa of *Sorbus* in China. [J]. Guihaia, 42 (1):122–132. [田昌芬, 李蒙, 黄亚健等, 2022. 中国花楸属单叶类群叶脉序特征研究[J]. 广西植物, 42 (1): 122–132.]
- TURUMTAY H, MIDILLI A, TURUMTAY EA, et al., 2017. Gram, microorganisms DNA polymerase inhibition, antibacterial and chemical properties of fruit and leaf extracts of *Sorbus aucuparia* and *Sorbus caucasica* var. *yaltirikii* [J]. Biomed Chromatogr. <https://doi.org/10.1002/bmc.3901>.
- UHRINOVÁ V, ZOZOMOVÁ-LIHOVÁ J, BERNÁTOVÁ D, et al., 2017. Origin and genetic differentiation of pink-flowered *Sorbus* hybrids in the Western Carpathians [J]. Ann Bot-London, doi:10.1093/aob/mcx013.
- WANG CB, CHEN LL, JIAO CZ, et al., 2019. Structural characterization and antioxidant activity of polysaccharide in *Sorbus koehneana* fruit [J]. Guihaia, 39(11) : 1527–1533. [王铖博, 陈乐乐, 焦彩珍, 等, 2019. 陕甘花楸果实多糖的结构表征及抗氧化活性研究[J]. 广西植物, 39 (11): 1527–1533.]
- WANG GX, ZHANG ML, 2011. A molecular phylogeny of *Sorbus* (Rosaceae) based on ITS sequence [J]. Acta Horticult Sin, 38(12): 2387–2394. [王国勋, 张明理, 2011. 应用核 DNA ITS 序列探讨广义花楸属 (*Sorbus* L.) 属下系统关系[J]. 园艺学报, 38 (12): 2387–2394.]
- WATSON MF, MANANDHAR VK, 2012. *Sorbus* L.[M]/WATSON MF, AKIYAMA S, IKEDA H, et al. Flora of Nepal. Edinburgh: Royal Botanic Garden Edinburgh: 25–32.
- XI LL, LI JB, ZHU KL, et al., 2020. Variation in genome size and stomatal traits among three *Sorbus* species [J]. Plant Sci J, 38(1): 32–38. [郝连连, 李嘉宝, 朱凯琳, 等, 2020. 花楸属 3 种植物的基因组大小与叶气孔特征分析[J]. 植物科学学报, 38 (1): 32–38.]
- XIONG ZR, 2019. Leaf characters of *Sorbus* section *Sorbus* from China and their taxonomic significance [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. [熊中人, 2019. 中国花楸属复叶组植物叶特征及其分类学意义[D]. 南京: 南京林业大学.]
- XU MM, YU XD, ZHENG YQ, et al., 2020. Study on nutritive substances and medicinal components of *Sorbus pohuashanensis* [J]. For Res, 33(2): 154–160. [徐慢慢, 于雪丹, 郑勇奇, 等, 2020. 花楸树 (*Sorbus pohuashanensis*) 营养物质与药用成分探究[J]. 林业科学研究, 33 (2): 154–160.]
- YANG LH, WU YH, PEI X, et al., 2019. Pollen morphological characteristics and cluster analysis on some species in *Sorbus* Linn. [J]. J Plant Resour Environ, 28(3): 84–90. [杨利欢, 吴雨涵, 裴鑫, 等, 2019. 部分花楸属植物的花粉形态特征及聚类分析 [J]. 植物资源与环境学报, 28 (3): 84–90.]
- YANG Y, 2012. Holdings of type specimens of plants in herbaria of China [J]. Biodivers Sci, 20 (4): 512–516. [杨永, 2012. 我国植物模式标本的馆藏量[J]. 生物多样性, 20(4): 512–516.]
- YAO DS, YAO Q, 2015. Resources of *sorbus* species in Gansu Province and their application in landscape architecture [J]. Pract For Technol, 10: 60–63. [姚德生, 姚庆, 2015. 甘肃花楸属树种资源及其园林应用分析 [J]. 林业科技与通讯, 10: 60–63.]
- YU TT, LU LD, 1974. *Sorbus* L.[M]/ YU DJ(TT). Flora Reipublicae Popularis Sinicae (36) . Beijing: Science Press: 283–344. [俞德浚, 陆玲娣, 1974. 花楸属[M]/俞德浚. 中国植物志

- (36) . 北京: 科学出版社: 283–344.]
- YU XJ, WANG ZY, SHU ZP, et al., 2017. Effect and mechanism of *Sorbus pohuashanensis* (Hante) Hedl. flavonoids protect against arsenic trioxide-induced cardiotoxicity [J]. Biomed Pharmacother, 88: 1–10.
- YU T, LEE YJ, JANG HJ, et al., 2011. Anti-inflammatory activity of *Sorbus commixta* water extract and its molecular inhibitory mechanism [J]. J Ethnopharmacol, 134(2): 493–500.
- ZHAO DX, ZHANG Y, LU YZ, et al., 2021. Genome sequence and transcriptome of *Sorbus pohuashanensis* provides insights into population evolution and leaf sunburn response [J]. J Genet Genomics. doi.org/10.1016/j.jgg.2021.12.009.
- ZHENG J, 2008. Evaluation, conservation and domestication of genetic resources of *Sorbus pohuashanensis* [D]. Beijing: Chinese Academy of Science. [郑健, 2008. 花楸树遗传资源评价、保存与利用[D]. 北京: 中国林业科学研究院.]
- ZIKA PF, BAILLEUL SM, 2015. *Sorbus* L.[M]// Editorial Committee FoNA, Flora of North America, North of Mexico (9). NewYork: Oxford University Press: 433–445.